

Hommage respectueux de l'auteur,

12488

J. Godeaux

3587

Instituut voor Zeewetenschappelijk onderzoek
Institute for Marine Scientific Research

Prinses Elisabethlaan 69

8401 Bredene - Belgium - Tel. 059/80 37 15

BLASTOGENESE DU SYSTEME NERVEUX
CHEZ LE PYROSOME

par

J. GODEAUX

(Liège)



Vlaams Instituut voor de Zee
Flanders Marine Institute

Extrait de

« Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique »

Fasc. 2 — Tome LXXXVI — 1955-1956

BLASTOGENESE DU SYSTEME NERVEUX CHEZ LE PYROSOME

par

J. GODEAUX ⁽¹⁾

(Liège)

Le Pyrosome, comme les autres Thaliacés, est un animal métagénétique. L'œuf, unique et télolécitique, donne naissance à un oozoïde qui, sans dépasser la structure d'un embryon très simplifié, bourgeonne une chaîne de quatre blastozoïdes : les ascidiozoïdes primaires (HUXLEY). Ces quatre blastozoïdes se rangent en un cercle, constituent la colonie tétrazoïde et bourgeonnent à leur tour, activement et sans fin, des blastozoïdes secondaires ; ceux-ci à leur tour entrent en blastogénèse avant d'avoir atteint leur taille définitive et restent empâtés dans une tunique commune. Ainsi se constitue peu à peu une colonie pouvant atteindre 2,50 m de long sur 0,30 m de diamètre (colonies observées dans l'Océan Indien par BONNIER et PÉREZ, en 1902). Les blastozoïdes sont de plus sexués (hermaphrodites) et leurs embryons forment des groupes tétrazoïdes qui s'échappent de la colonie-mère et disséminent l'espèce.

L'oozoïde du Pyrosome (cyathozoïde de HUXLEY), tout en gardant une structure rudimentaire, présente néanmoins une ébauche neurale qui se forme en avant du blastopore à la manière du système nerveux du céphalotéron de l'Ascidiacé. Il s'y différencie un canal vibratile ouvert dans la cavité pharyngienne au niveau d'un tubercule vibratile, une vésicule ayant la valeur d'une glande neurale et un cordon dorsal transitoire (GODEAUX, 1954). Le stolon du cyathozoïde renferme, dans son étui ectodermique, des prolongements de la cavité pharyngienne, des tubes péribranchiaux et du cardiopéricarde, du mésenchyme, mais rien qui dérive de l'ébauche neurale de l'embryon. Le système nerveux des blastozoïdes primaires résulte d'une néoformation (conclusion de KOWALEVSKI, p. 618).

(1) Associé du Fonds National de la Recherche Scientifique.

La blastogénèse chez les Pyrosomes a été étudiée par KOWALEVSKI, JOLIET, SEELIGER et SALENSKY dans le dernier quart du siècle dernier et plus récemment par NEUMANN (1913-1935) et BERRILL (1950). Le développement des bourgeons secondaires a été étudié avant celui des bourgeons primaires.

De l'examen de la littérature, on doit retenir que le système nerveux des quatre ascidiozoïdes primaires serait d'origine ectodermique (SALENSKY, NEUMANN, BERRILL), dérivant soit d'ébauches séparées (SALENSKY), soit d'une ébauche commune (BERRILL), tandis que le système nerveux des blastozoïdes secondaires serait d'origine mésoblastique (KOWALEVSKI, JOLIET, SEELIGER). Il faut cependant signaler que NEUMANN s'est rallié avec réticence à l'opinion formulée par SALENSKY.

Avant que le stolon du cyathozoïde ne soit strobilisé (fig. 36 de KOWALEVSKI), les coupes transversales y montrent la section du tube nerveux dont les cellules de la face dorsale deviennent bientôt plus hautes (cubiques) que les cellules de la face opposée. Plus tard, lorsque les ascidiozoïdes portent 5 ou 6 fentes branchiales, leur système nerveux a la forme d'un tube triangulaire. KOWALEVSKI représente cette cavité béante dans le tube digestif ébauchant l'organe vibratile, mais son interprétation de l'image est inexacte parce qu'elle est basée sur l'examen d'un individu *in toto*. Plus tard encore, le système nerveux se montre formé d'un amas arrondi de cellules, le ganglion, et d'une baguette creuse, le canal vibratile (*Flimmergrube*).

Reprenant cette étude, SALENSKY (1892) constata, sur des embryons un peu plus âgés que celui de la fig. 40 de son prédécesseur (stolon incurvé en S), que les ébauches neurales des quatre ascidiozoïdes se forment indépendamment l'une de l'autre par une invagination ectodermique locale très discrète. A ce stade, l'ébauche serait encore un cordon, alors que KOWALEVSKI la représentait déjà creusée d'une cavité. Le cordon se transforme en une vésicule qui devient piriforme, pousse d'une part des prolongements autour du pharynx qui est finalement entouré d'un anneau neural, et s'abouche d'autre part au pharynx, créant l'organe vibratile primitif. La paroi dorsale de la vésicule prolifère, devient la masse du ganglion qui refoule la vésicule et la comble entièrement, ainsi que le canal vibratile. Celui-ci sera perforé à nouveau par une invagination de la paroi pharyngienne qui crée ainsi le canal vibratile définitif, puis vraisemblablement la glande neurale. Le complexe neural de l'adulte aurait donc une origine double. Dans le blastozoïde achevé,

l'anneau péripharyngien a perdu sa lumière et s'est transformé en deux tractus nerveux, les nerfs latéraux.

Dans un mémoire récent, BERRILL (1950), tout en admettant l'origine ectoblastique, fait dériver les quatre ébauches d'un cordon médiodorsal continu.

En ce qui concerne les blastozoïdes secondaires, l'accord n'apparaît pas meilleur entre les chercheurs.

Le long du stolon secondaire, les bourgeons se développent successivement et la même chaîne montrera jusqu'à 5 blastozoïdes dont les ébauches neurales ont atteint des degrés progressifs d'organisation (en allant vers l'extrémité distale du stolon). Déjà KOWALEVSKY les a figurées sous forme d'un cordon plein à limites peu nettes, d'une vésicule arrondie, d'une vésicule déprimée par le ganglion. Ses observations ont été précisées par JOLIET et par SEELIGER. Au moment où la blastogénèse débute, le processus endostylaire se rapproche de l'ectoderme dont les cellules redeviennent cubiques et reprennent un aspect embryonnaire. Entre les deux s'insinue un cordon mésoblastique, apparu en-dessous de la cavité cloacale de l'animal-mère. Ce cordon recouvre les faces dorsale, postérieure et ventrale du processus endostylaire et, par fragmentation, libère un amas neuroblastique ventral. Cet amas se tronçonne à mesure qu'un nouveau blastozoïde se délimite. L'ébauche est donc d'origine mésoblastique, ce que KOWALEVSKY soupçonnait déjà. Le cordon neural isolé dans son blastozoïde suit une évolution superposable à celle de son homologue des blastozoïdes primaires. SEELIGER n'a cependant pas observé la formation de deux canaux vibratiles successifs comme devait le prétendre SALENSKY. Plus récemment, l'hypothèse d'une origine ectodermique du système nerveux des blastozoïdes secondaires a été avancée par NEUMANN (1913-1935) et BERRILL (1950). NEUMANN retrouve en effet dans le stolon secondaire le prolongement de tous les organes du blastozoïde générateur ; l'ébauche neurale dériverait alors en dernière analyse de celle des ascidiozoïdes primaires, ectoblastique selon cet auteur. BERRILL admet également une origine ectoblastique, mais comme formation locale dans le stolon.

La conclusion de cette revue de la littérature est que les divergences d'opinion sont extrêmement accusées et que la question de l'origine des systèmes nerveux des blastozoïdes du *Pyrosoma* compte parmi les plus confuses de l'histoire des Tuniciers.

MATERIEL ET METHODE

Les cormus de *Pyrosoma* qui font l'objet de cette étude ont été récoltés à la Station Zoologique de Villefranche s/Mer (France). Il s'agit de l'espèce *Pyrosoma atlanticum* PERON.

Les bourgeons ont été coupés à 3 μ , les blastozoïdes développés à 5 μ , éventuellement après double enchâssement collo-dion/paraffine. Les coupes sériées ont été colorées soit par l'hématoxyline ferrique/éosine ou l'azocarmin selon HEIDENHAIN, soit par la méthode de PRENANT.

RESULTATS

Nous considérerons successivement la blastogénèse des ascidiozoïdes primaires et secondaires.

A) *Ascidiozoïdes primaires.*

Ceux-ci se forment par strobilisation d'un appendice ou stolon qui se développe au bord opposé au cloaque (ou aux orifices péribranchiaux) et à l'ébauche neurale du cyathozoïde, c'est-à-dire au bord antérieur du blastodisque.

Prenons comme spécimen de départ un embryon porteur d'un stolon toujours appliqué sur le vitellus. Il est schématisé par la fig. 1. Sa taille est de 420 microns. Tous les tissus ont une

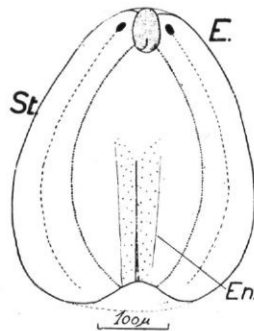


Fig. 1

Vue d'un embryon ayant entrepris sa blastogénèse. Du côté postérieur s'observe l'ébauche neurale de l'embryon, toujours béante, flanquée des orifices péribranchiaux. La moitié antérieure montre le plissement endostylaïre et le cordon constituant l'ébauche neurale commune des blastozoïdes.

E. : embryon ; St. : stolon ; En. : endostyle.

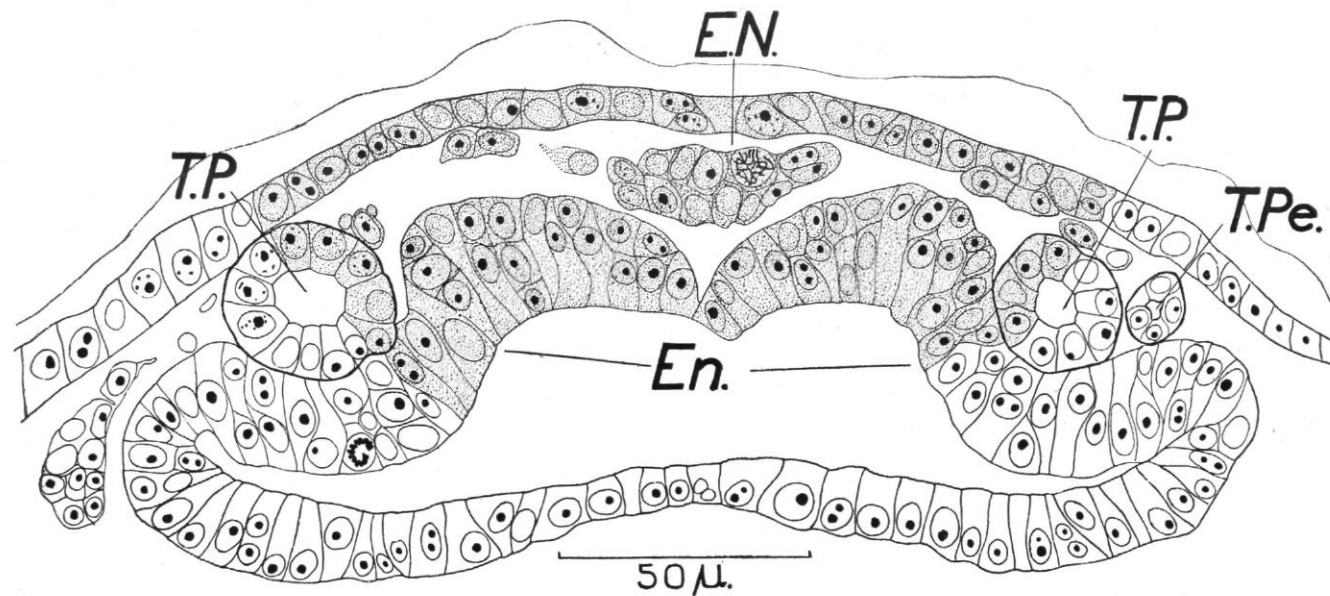


Fig. 2

Coupe transversale dans l'individu de la Fig. 1, au niveau du stolon.
 E.N.: ébauche neurale; En.: endostyle; T.P.: tubes péribranchiaux;
 T.Pe.: tube péricardique.

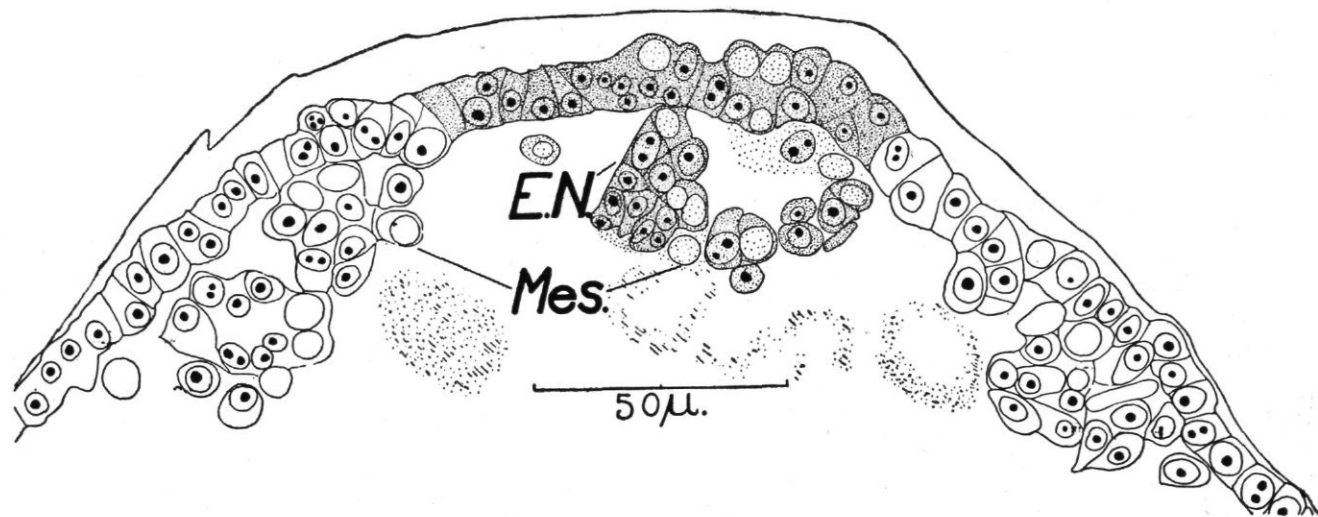


Fig. 3

Coupe transversale dans le même individu passant par l'extrémité antérieure du stolon. L'ébauche neurale se perd dans le mésenchyme embryonnaire.
E.N. : ébauche neurale ; Més. : mésenchyme.

structure embryonnaire : hautes cellules à gros noyau et protoplasme dense. L'embryon a été débité en coupes transversales sériées qui montrent successivement d'arrière vers l'avant : l'ébauche neurale de l'embryon, ses orifices péribranchiaux toujours distincts, la plage où devrait se former le siphon buccal de l'oozoïde et reconnaissable au fait qu'ectoderme et endoderme sont accolés. Au moment où l'on quitte l'embryon proprement dit pour passer dans la zone blastogénique, le toit de la cavité pharyngienne limité latéralement par les tubes péribranchiaux s'épaissit et se plisse en M majuscule et forme ce que KOWALEVSKY a assimilé à un endostyle. Dans le triangle délimité par l'ectoderme et les replis de l'endostyle s'observe un cordon cellulaire large de plusieurs cellules et épais de deux repérable, dans l'exemple choisi, sur une longueur de 170 microns (*fig. 2*). Il est nettement délimité jusqu'à l'extrémité antérieure de la zone blastogénique, où il se dissocie et se perd dans l'abondant mésenchyme local (*fig. 3*). En fait, il est constitué, grâce à l'épithélialisation progressive des cellules du mésenchyme embryonnaire qui s'ordonnent, en abandonnant leur aspect étoilé, dans l'espace ménagé par l'endostyle. L'importance de ce cordon est grande car, l'examen d'individus plus âgés le prouvera, ce n'est autre chose que l'ébauche commune des complexes neuraux des quatre blastozoïdes primaires. En effet, contrairement aux assertions de SALENSKY, *les systèmes nerveux sont d'origine mésoblastique et non ectoblastique et se constituent à partir d'une ébauche commune.*

Ces observations donnent par conséquent raison à KOWALEVSKY contre SALENSKY. L'examen de coupes sériées pratiquées dans de multiples embryons nous a permis de repérer les premiers signes de l'ébauche commune dans des individus à peine plus âgés que celui représenté dans la *fig. 25* de KOWALEVSKY (1875).

Lorsque le stolon commence à se soulever de la masse vitelline, la strobilisation s'esquisse sous forme d'inflexions ectoblastiques transversales. A partir du bout libre, il se formera successivement quatre tronçons, les futurs blastozoïdes primaires. En regard des étranglements ectodermiques, l'ébauche neurale s'amenuise, ne présente bientôt plus qu'une cellule en section, puis se rompt : chaque fragment mènera désormais une existence indépendante.

La *fig. 4* montre l'ébauche neurale du blastozoïde 1 séparée du tronc commun et l'esquisse de la séparation des ébauches du deuxième et des deux derniers blastozoïdes.

La première étape n'est qu'un changement de forme. L'ébauche rubannée propre à chaque bourgeon se raccourcit, se tasse juste derrière l'étranglement qui sépare le blastozoïde du blastozoïde suivant ou de l'embryon.

A partir de ce moment, l'incurvation du stolon s'accroît et il est difficile d'obtenir une coupe sagittale passant par l'ébauche neurale de l'oozoïde et celle du quatrième blastozoïde.

L'ébauche en vue dorsale a pris une forme triangulaire, le sommet dirigé vers l'extrémité libre du stolon. Il n'y a toujours

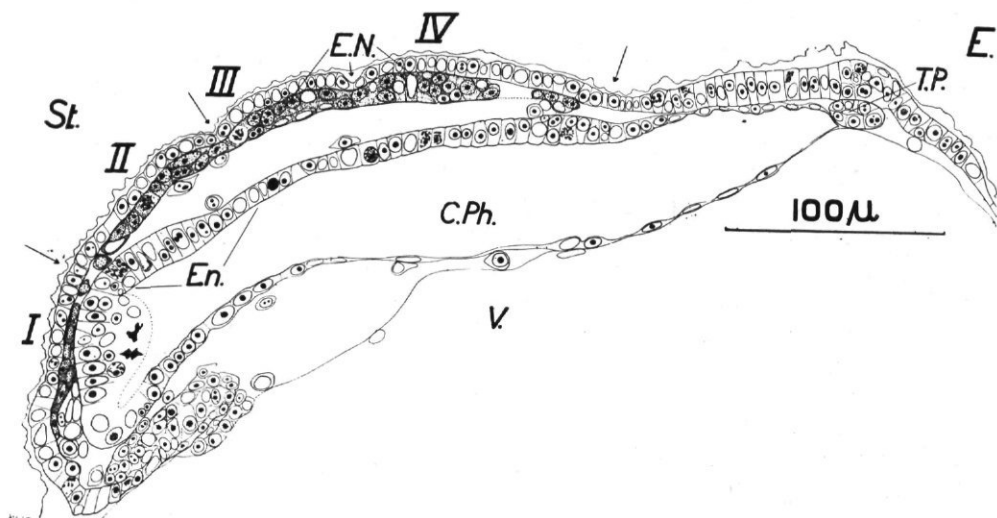


Fig. 4

Coupe sagittale dans un stolon au début de la strobilisation. Les places des étranglements futurs sont indiqués par les flèches. Les bourgeons sont marqués I à IV. Les ébauches neurales (E.N.) sont ponctuées; celle de I s'est déjà individualisée; celle de II s'y prépare. — E.: embryon proprement dit et St.: son stolon; C.Ph.: cavité pharyngienne complètement séparée du vitellus V.; En.: endosyle; T.P.: tube péribranchial.

que deux cellules d'épaisseur et la couche inférieure est moins épaisse que la couche supérieure. Entre les deux existe une cavité virtuelle qui devient peu à peu réelle par réarrangement des cellules: la *vésicule neurale*. L'ébauche se creuse alors que le dernier blastozoïde n'est pas encore complètement enveloppé par l'ectoderme.

Lorsque les quatre ascidiozoïdes se sont individualisés les uns des autres et que seul le pédoncule vasculaire les relie, la structure de l'ébauche s'est modifiée par la poussée, de part et d'autre de la base du triangle, de deux coeca qui s'avancent en contournant le tube endodermique qui cloisonne le pédoncule vasculaire. Les deux coeca finissent par se rejoindre et se souder sous l'endoderme, formant l'anneau creux d'une bague dont la vésicule neurale serait le châton. L'ensemble baigne dans l'hémocoèle (*fig. 5*). Cette disposition ne semble pas avoir été reconnue chez d'autres espèces que le *Pyrosome*.

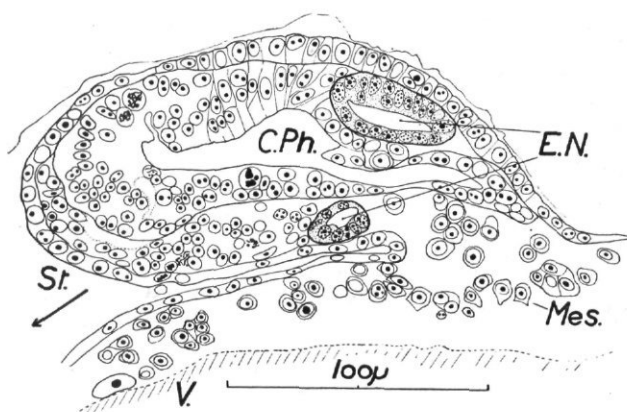


Fig. 5

Coupe sagittale dans le blastozoïde n° IV d'un stolon presque entièrement enveloppé par l'ectoderme. L'ébauche nerveuse (E.N.) est une vésicule qui se prolonge autour du tube endodermique; la paroi inférieure est plus mince que la paroi supérieure. — C.Ph.: cavité pharyngienne du bourgeon; Mes.: mésenchyme; St.: stolon; V.: vitellus.

Le stolon, de plus en plus allongé et courbé en S, gagne peu à peu la face postérieure de l'amas vitellin. Quand chaque blastozoïde présente de 6 à 8 stigmates branchiaux et que leur siphon buccal est bien dessiné en regard du sommet de l'ampoule neurale, l'axe général du stolon est encore perpendiculaire au grand axe de l'embryon. La paroi de l'ampoule entre en relation avec la paroi du siphon, mais la communication entre les cavités ne s'établira que plus tard. Il persiste en effet une sorte d'étranglement où les cellules limitant la cavité neurale se rejoignent, rendant la lumière virtuelle. Ainsi se forment le tubercule vibra-

tile et le canal de la glande qui dérivent, par conséquent, de la vésicule neurale primitive comme chez tout blastozoïde de Tunicier.

La paroi ventrale de la vésicule est toujours plus mince que la paroi dorsale dont les cellules très élevées ont en outre parfois les noyaux à des niveaux différents, ce qui lui confère un aspect pseudostratifié. La différence entre les parois apparue précocement est définitive.

La vésicule neurale et ses dépendances resteront inchangées aussi longtemps que les ascidiozoïdes n'auront pas encerclé la gouttelette de vitellus. La paroi dorsale de la vésicule et par voie de conséquence, la cavité elle-même sont modifiées quand les ascidiozoïdes se sont disposés sur $3/4$ de cercle, au pôle inférieur du vitellus. Pendant cette période de mise en place, les blastozoïdes sont loin d'avoir atteint la forme générale de l'adulte. Leur grand axe correspond encore à celui du stolon, au lieu de lui être perpendiculaire, comme plus tard. Les blastozoïdes se touchent encore, le pédoncule vasculaire étant resté très court ; ils sont disposés à la queue leu leu le long du stolon (*fig. 6*). Les ébauches des différents organes sont en place et la branchie porte au début 6 stigmates et à la fin 10 stigmates et 2 ou 3 barres longitudinales.

On observe alors qu'entre l'ectoderme et la vésicule neurale s'est inséré un nodule, formé de strates régulières de cellules, dont le nombre augmente avec l'âge de l'individu considéré. Cependant le nodule est séparé de la paroi neurale dorsale par une limite nette que renforcent encore les différences d'aspect histologique des deux parties. D'un côté, un haut épithélium à noyaux allongés, de l'autre des cellules à noyau arrondi et à limites confuses. La différence n'est pas moins marquée du côté de l'épiderme. Ce nodule cellulaire représente le futur ganglion du Pyrosome adulte. Comme dans tout bourgeon de Tunicier, il est une production de la paroi dorsale de la vésicule neurale, mais ici la comparaison des embryons entraîne l'opinion que toute la paroi n'intervient pas, mais seulement une plage, située juste en deça du futur tubercule vibratile. A l'origine, l'amas cellulaire est double et couvre les portions latérodorsales de la vésicule, laissant libre la région médiodorsale, disposition que confirme l'étude des coupes sagittales. Secondairement, les deux fractions se fusionnent et donnent une masse unique.

Après fusion complète de deux éléments, l'amas des futurs neurones est constitué de strates régulières (jusqu'à 10) de cel-

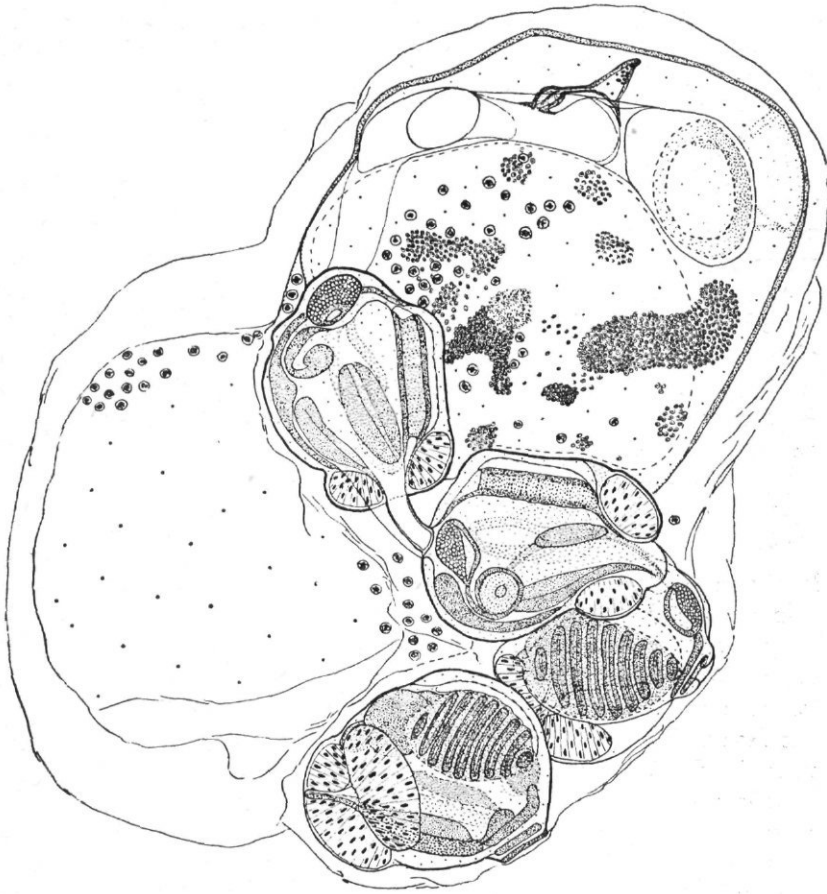


Fig. 6

Vue d'ensemble d'un cyathozoïde et de ses quatre bourgeons, bien séparés et porteurs de 9 stigmates. Le ganglion du blastozoïde est en formation et écrase la vésicule neurale primitive. — Echelle : 250 microns.

lules et son développement entraîne l'effondrement de la paroi dorsale et de la vésicule qui se réduit à une fente encore large, mais de hauteur médiocre. La vésicule reste en relation avec la cavité des coeca périendodermiques ; *elle ne disparaît jamais*.

Lorsque les quatre ascidiozoïdes sont parvenus au pôle inférieur de la masse vitelline, leur disposition relative, leur forme

et leur structure se modifient profondément ; grâce à l'allongement des pédoncules vasculaires qui les lient les uns aux autres, les blastozoïdes pivotent et se rangent la région cloacale contre le vitellus et donc le siphon buccal vers l'extérieur. Leur grand axe qui correspondait à celui du stolon se déplace à la suite d'un étirement dorsoventral qui répond à une croissance accrue du zoïde. La forme adulte est, à la taille près, atteinte désormais dans ses grandes lignes ; quand les organes se seront différenciés, qu'en particulier la branchie aura multiplié ses stigmates et ses barres, les siphons se perceront, le zoïde deviendra fonctionnel. On voit en effet les zoïdes augmenter peu à peu de taille et envelopper le vitellus, puis l'embryon proprement dit (fig. 7). Au fur et à mesure que les blastozoïdes grandissent, le vitellus est utilisé, se ramasse finalement au niveau de leurs endostyles, puis disparaît. La colonie tétrazoïde, achevée, s'échappe du cornus et mène dès lors une vie propre.

Pendant cette période, le complexe neural du blastozoïde se perfectionne et acquiert sa structure définitive.

En ce qui concerne la vésicule, son sort est différent selon la région considérée. Les deux coeca périendodermiques perdront leur lumière, deviennent des tractus cellulaires, puis disparaissent sans laisser de traces. La portion de la vésicule qui leur fait suite subit un sort analogue, perd sa lumière et devient le *prolongement postérieur* équivalent au cordon dorsal du ganglion des Ascidiacés. En avant de ce cordon, aux dépens de la paroi ventrale de l'ancienne vésicule se développe la glande neurale dont la structure est très simple chez le Pyrosome. Elle est globuleuse et compacte à l'examen ; elle se forme par un plissement ventral de la paroi avec un décalage des cellules les unes par rapport aux autres, certaines devenant plus internes amenant la duplication de l'épithélium. La cavité primitive s'estompe par accolement des parois de l'évagination. Plus en avant le reste de la cavité, en relation avec le pharynx par le tubercule vibratile, devient le canal de la glande bordé par un épithélium élevé, puissamment cilié. Le tubercule vibratile, couvert de cils plus courts, est coïncé dans l'angle des replis péricoronaux (GODEAUX, 1953).

Le reste du complexe neural est le ganglion et ses annexes, organe photorécepteur et racines nerveuses.

L'organe photorécepteur se développe aux dépens des cellules des bords postérieur et postérolatéraux du massif, en arrière de la zone de prolifération du ganglion. Les cellules périphériques

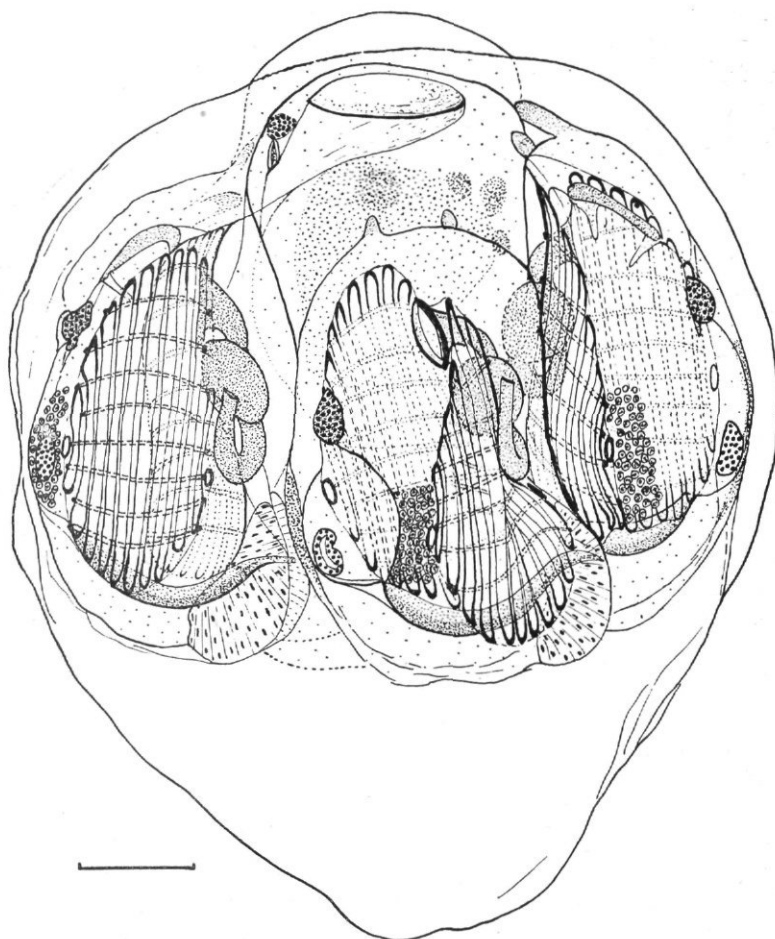


Fig. 7

Vue d'ensemble d'une colonie tétrazoïde en formation. Les quatre ascidiozoïdes enveloppant le cyathozoïde dont seuls le siphon cloacal et l'ébauche neurale émergent encore du cercle. Les ascidiozoïdes, à la taille près, ont atteint la structure adulte. — Echelle : 250 microns.

se chargent progressivement de granules du pigment rougeâtre et les plages colorées, d'abord isolées, ne tardent pas à confluer et à constituer une cupule compliquée interposée entre le ganglion et le cordon dorsal. Les neurones en regard de la cupule coiffent celle-ci et constituent une rétine. Les racines nerveuses

ou nerfs apparaissent précocement, avant que la substance fibrillaire ne se soit développée dans la masse du ganglion. On reconnaît notamment une nappe antérieure répondant aux nerfs 1 à 4, desservant la région du carrefour buccal, et les nerfs postérieurs se rendant aux vaisseaux du test (nerfs 8). Les autres nerfs plus ténus semblent se former plus tard. Les neurones se rangent à la périphérie du ganglion et abandonnent le centre à la substance fibrillaire divisée par un septum cellulaire oblique (GODEAUX, 1953, fig. 1). Celui-ci joint le bord inférieur du ganglion sensiblement au niveau de la zone de prolifération de la paroi dorsale de la vésicule neurale primitive.

Le complexe neural est définitivement organisé quand la colonie tétrazoïde est prête à se libérer de la colonie-mère.

B) *Blastozoïdes secondaires.*

Les ascidiozoïdes primaires montrent déjà des signes de blastogenèse secondaire alors que leurs connexions vasculaires viennent juste de se rompre et que le cyathozoïde et le reliquat de vitellus forment encore un amas d'une centaine de microns de diamètre. Cette blastogenèse précoce n'est pas propre aux ascidiozoïdes primaires, les blastozoïdes secondaires la présentent également.

La fig. 8 représente un tel blastozoïde, à tube digestif fonctionnel, mais qui n'a pas atteint sa taille définitive (20 stigmates contre 30 à 33, 10 barres contre 14 à 15). Les organes sexuels sont peu développés et en relation avec le fait qu'on ne trouve jamais d'embryons dans des cormus de moins de 8 cm de long. La région postérieure de l'endostyle, qui garde toujours une structure embryonnaire, s'est allongée vers l'ectoderme qui localement est devenu cubique. Entre les deux tissus se faufile un cordon riche en cellules volumineuses. Ce cordon, d'origine mésoblastique, renferme notamment le stock des cellules germinales des futurs blastozoïdes enveloppées et précédées par des cellules mésodermiques ayant conservé ou repris un aspect embryonnaire. Il contourne le processus endostylaïre et le sépare de l'ectoderme, le massif germinal restant dorsal. Le stock germinal réservé aux bourgeons s'est séparé précocement du stock de l'animal-mère.

La structure du stolon secondaire reste une question fort controversée (BRIEN, 1948, bibliogr.). Outre les formations signalées ci-dessus, ce stolon renferme les ébauches des cavités péribranchiales dont l'origine est encore discutée, quoique probablement mésodermique et le cordon péricardique qui dérive apparemment du péricarde de l'animal-mère.

Le stolon, en relation avec le sinus sous-endostylaïre du blastozoïde qui l'engendre, et de ce fait abondamment nourri, s'allonge et se strobilise. Mais alors que le stolon primaire a une croissance limitée et se répartit entre quatre individus, le stolon secondaire croît indéfiniment et libère sans arrêt des blastozoïdes

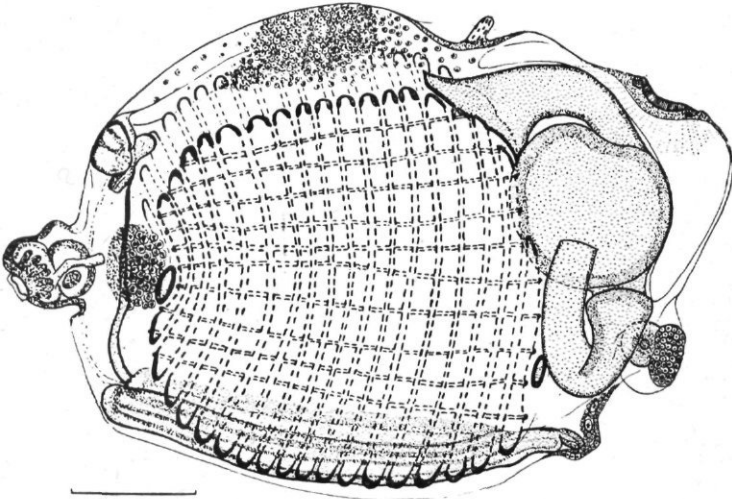


Fig. 8

Vue d'ensemble d'un blastozoïde secondaire jeune, fonctionnel avec un stolon en formation. — Echelle : 250 microns.

à son extrémité distale, libre. Si les quatre ascidiozoïdes primaires ont le même aspect, aux variations individuelles près, les bourgeons secondaires d'une chaîne sont toujours différents, d'autant mieux formés et plus proches de mener une existence propre qu'ils sont plus près de l'extrémité du stolon. Selon son âge, ce dernier portera de 1 à 5 bourgeons, 4 paraissant le nombre le plus fréquent pour des stolons en pleine activité.

Le cordon génito-mésoblastique contourne et coiffe l'extrémité libre du processus endostylaïre en entraînant des cellules hémocoeliennes ; il se continue dans un cordon ventral, épais de deux cellules, constituant l'ébauche neurale. A la base du stolon, cette ébauche est en relation avec un amas compact de cellules hémocoeliennes accumulées à ce niveau, avant que la circulation sanguine ne s'établisse dans le stolon (*fig. 9*).

L'ébauche neurale s'allonge avec le stolon et se strobilise au fur et à mesure de l'individualisation des bourgeons de blastozoïde par inflexion du revêtement ectoblastique. Son évolution dans le bourgeon est parallèle à celle de l'ébauche neurale d'un ascidiozoïde primaire. Elle se raccourcit, se creuse d'une cavité,

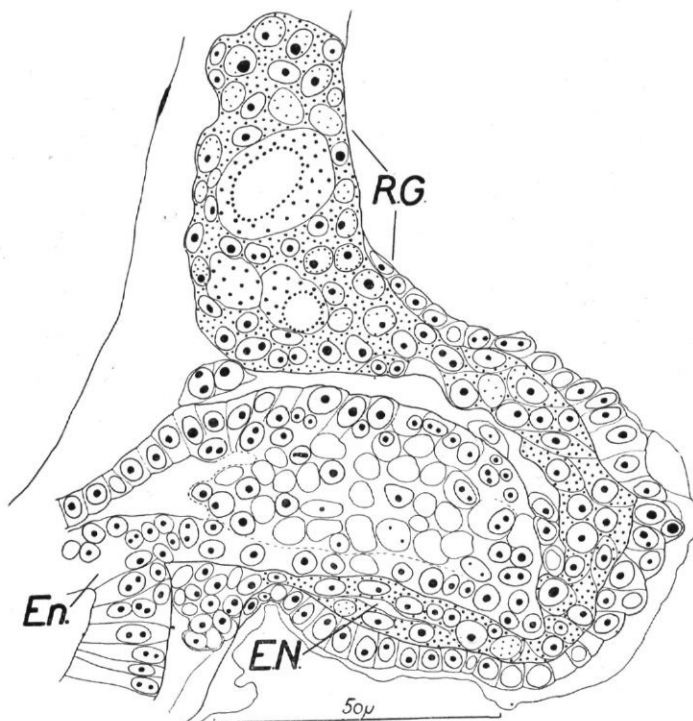


Fig. 9

Coupe sagittale dans un stolon jeune montrant le cordon génito-mésoblastique (R.G. ou réserve germinale) contournant l'extrémité libre du processus endostylaïre (En.) et se continuant dans l'ébauche neurale (E.N.) formée de deux couches de cellules séparées par une fente. Cette ébauche neurale se continue dans un amas de cellules hémocoeliennes.

édifie l'anneau autour du canal endoblastique, s'abouche au pharynx et prolifère dorsalement le futur ganglion. L'examen de stolons porteurs de 4-5 bourgeons permet de résumer ces transformations.

La fig. 10 représente un stolon entier prélevé sur un blastozoïde d'un cormus jeune ; il est à peu près rectiligne. Quatre

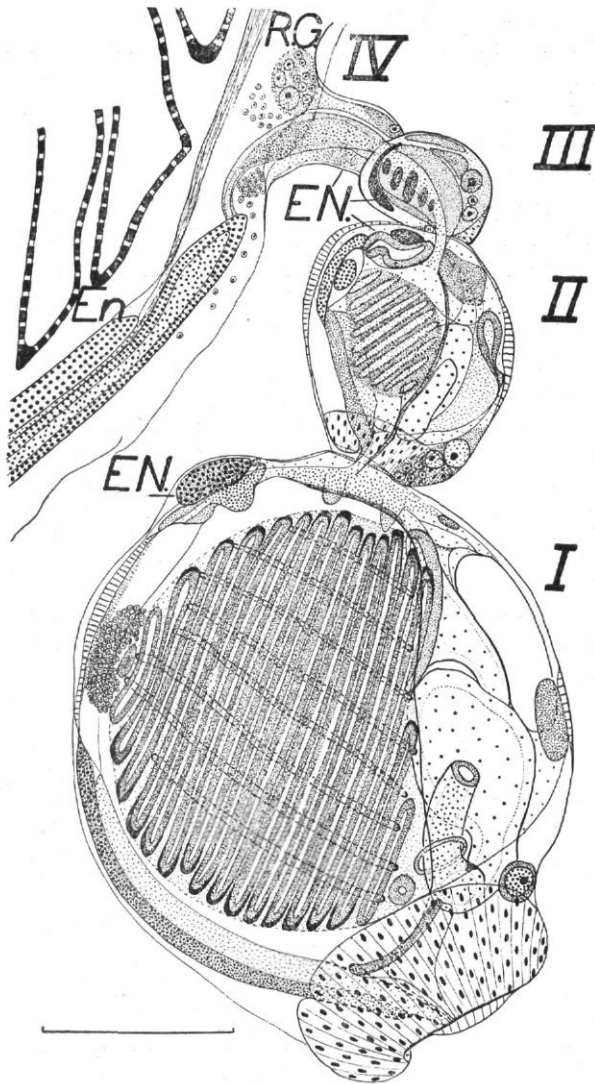


Fig. 10

Vue d'ensemble d'un stolon secondaire, porteur de 4 blastozoïdes (I à IV).
 E.N. : les ébauches neurales de ces blastozoïdes ; En. : l'endostyle de l'animal-
 mère ; R.G. : réserve germinale, à la base du stolon. — Echelle : 250 microns.

individus y sont reconnaissables, plus ou moins avancés en développement selon leur rang sur la chaîne.

Le premier bourgeon porteur de 18 stigmates et de 8 barres par branchie n'est pas encore prêt à se détacher ; sa branchie doit encore acquérir ses cils et 2 barres. Son système nerveux est néanmoins achevé.

Le deuxième bourgeon qui entreprend juste de modifier la position de son grand axe ne montre nettement que 10 stigmates ; deux autres sont probablement en voie de formation. L'ébauche neurale est aussi beaucoup moins avancée et la vésicule est encore bien développée quoique la paroi dorsale soit un peu déprimée par un nodule cellulaire, le futur ganglion. La vésicule se continue en arrière dans les deux coeca périendodermiques et, en avant, est sur le point de s'ouvrir dans le pharynx. La suture entre paroi pharyngienne et paroi neurale est achevée. Le blastozoïde montre en outre une anse intestinale, un éléoblaste, l'amas germinal et l'ébauche du siphon et de la cavité cloacaux.

Le troisième bourgeon, encore plus jeune, ne porte que les ébauches, très réduites d'ailleurs, de 5 stigmates. La structure s'observe malaisément par suite de l'entassement des divers tissus. L'ébauche neurale est fort peu avancée. La vésicule réduite, commence seulement son mouvement d'amplification, mais les coeca périendodermiques sont présents.

Le quatrième bourgeon ne s'est pas encore séparé du stolon proprement dit. Il ne montre de part et d'autre du conduit pharyngien qu'un amas mésoblastique et génital et un amas neural encore dépourvu de structure.

Tout à fait à la base du stolon s'observeraient : au-dessus de l'endoderme, le massif germinal qui fournira à chaque bourgeon, au fur et à mesure de la strobilisation, une réserve de matériel germinatif mâle et femelle et de cellules des organes annexes (follicules, testa, oviducte) et en-dessous, l'amas de cellules hémocoeliennes qui s'édifie précocement à ce niveau et reste en relation avec le tissu neural.

L'examen des coupes sagittales d'un stolon un peu plus âgé porteur de 5 blastozoïdes confirme celui du stolon *in toto*.

Le premier bourgeon, porteur de 18 stigmates et de 10 barres, va se détacher ; le pédoncule qui le lie au stolon est en voie d'étranglement. Les coupes montrent que le système nerveux est entièrement formé. A l'opposé, au travers de l'éléoblaste, l'endostyle arrive au contact de la paroi du corps qui s'épaissit localement et devient cubique. Au dessus, un nodule signale

l'existence du massif germinal logé dans l'éléoblaste. Ce massif germinal s'est séparé au cours de la blastogénèse du matériel reproducteur propre du blastozoïde et s'avancera jusqu'à la racine du stolon quand le bourgeon considéré ici sera devenu indépendant et entreprendra sa propre blastogénèse. (voir fig. 8).

Le second blastozoïde est porteur de 12 trémas, mais ne présente aucune barre. La vésicule neurale est fort déprimée par le massif ganglionnaire constitué par les strates régulières des futurs neurones. Le tubercule vibratile est ouvert mais non cilié. La glande neurale ne s'est pas encore différenciée et n'est représentée que par la paroi ventrale moyenne de la vésicule.

Le troisième blastozoïde, toujours allongé, n'a encore que 6 stigmates. Son ébauche neurale est vésiculeuse et chevauche le tube stolonial endodermique. La différence d'épaisseur des parois de la vésicule est très apparente. Au côté dorsal, la vésicule est déprimée légèrement par un petit nodule cellulaire, premier indice de l'apparition du ganglion. Celle-ci se manifeste dans la portion de l'ébauche neurale voisine du siphon buccal. La superposition des coupes sériées confirme que l'ébauche neurale s'est soudée à la paroi du siphon, selon le processus habituel.

Dans ce dernier spécimen, l'évolution de l'ébauche neurale s'est réalisée précocement, car un organe comme l'anse digestive n'est encore qu'un coecum très court, tandis que l'éléoblaste est absent et l'amas génital compact.

Le quatrième blastozoïde montre les principales ébauches en place. Au dessus du tube endodermique, un gros amas de cellules entoure un ovocyte. En-dessous, l'ébauche neurale est représentée par deux couches de cellules (la couche intérieure plus mince que la couche extérieure) séparées par une cavité virtuelle.

Ce quatrième blastozoïde est limité par un léger étranglement du stolon blastogénétique où se voient d'un côté la réserve germinale volumineuse, et de l'autre un tissu en voie d'organisation et au contact avec des cellules sanguines, la réserve neurale du stolon.

Une dernière observation est à signaler concernant la glande neurale. SEELIGER a noté la présence de corps étrangers (*Fremd-Körper*, p. 626) dans la paroi de la vésicule. Ces corps étrangers, très avides d'hématoxyline, sont en réalité des cellules en dégénérescence et phagocytées dans des vacuoles de la paroi. Ces cellules ne se trouvent que pendant la période précédant l'achèvement du complexe neural et manquent complètement chez l'adulte.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Le complexe neural des quatre ascidiozoïdes primaires du Pyrosome dérive d'une ébauche commune d'origine mésoblastique, qui se tronçonne lors de la strobilisation du stolon. C'est une néoformation. Chaque cordon neural se tasse, se transforme en une vésicule enveloppant le tube endodermique qui relie les bourgeons. La paroi dorsale et antérieure de la vésicule forme le ganglion, tandis que la paroi ventrale, d'emblée plus mince, donne en particulier la glande neurale. La destination des deux couches de cellules est donc définie précocement. La cavité primitive s'abouche au pharynx et se retrouve donc dans le canal vibratile et la glande neurale.

Tout le complexe neural, y compris l'organe vibratile, dérive par conséquent de la seule vésicule neurale. La conclusion est donc la même que pour les blastozoïdes des Ascidiacés. Rien ne nous a permis en particulier de confirmer les observations de SALENSKY et de ses successeurs : NEUMANN et BERRILL, pas plus au point de vue de l'origine de l'ébauche que de la formation double d'un organe vibratile. L'ébauche neurale commune se forme plus précocement que ne l'avait observé KOWALEVSKY.

Le complexe neural des blastozoïdes secondaires est également d'origine mésoblastique ; les cellules du cordon génital et celles de l'hémocoèle redevenues embryonnaires participent à sa formation. L'ébauche neurale de chaque blastozoïde a une évolution calquée sur celle des organes correspondants des ascidiozoïdes primaires. Elle est une néoformation et n'a rien à voir avec le système nerveux de l'animal-mère. Nos observations sont en bon accord avec celles de SEELIGER et celles plus fragmentaires de JOLIET.

Nos observations confirment l'importance du rôle du mésoderme dans les processus de la blastogénèse chez les Thaliacés et appuient l'opinion d'identité fondamentale dans leur blastogénèse. Bien que chez les Doliolidae, le stolon prolifère ait une structure complexe et mal connue (ULJANIN, NEUMANN), la fraction mésoblastique y joue un rôle très important, en donnant en particulier le complexe nerveux des blastozoïdes (NEUMANN). Mais c'est avec les Salpes que les ressemblances sont les plus accusées. JOLIET signalait en 1888 que le stolon secondaire du Pyrosome et le stolon des Salpes présentent des structures identiques : les divers constituants sont de part et d'autre, à l'intérieur du manchon d'ectoblaste, le tube endoblastique central prolongeant l'endostyle, les cordons péripharyngiens, le cordon

génital, le cordon neural. Or précisément, ces quatre cordons dérivent du mésoblaste, chez les deux espèces.

Il est curieux de constater que l'ébauche des blastozoïdes de ces animaux est triple. L'ectoblaste et la cavité digestive dérivent des tissus correspondant de l'animal-mère, tandis que les organes formant la couche intermédiaire sont d'origine mésoblastique et ont des fonctions très diverses (système nerveux, muscles, cavités péripharyngienne et cloacale, sang).

Dans le stolon primaire, la situation est un peu différente. Les cordons péripharyngiens dérivent des invagination ectoblastiques primitives, tandis que le massif génital ne se développera que tardivement et lentement chez les ascidiozoïdes primaires. Par contre, cardiopéricarde, ébauche neurale et mésenchyme sont d'origine mésoblastique. Le rôle du mésoderme bien que moins étendu que dans le cas des blastozoïdes secondaires reste cependant important.

RESUME

Les complexes neuraux des blastozoïdes primaires et secondaires des Pyrosomes sont d'origine mésoblastique. La vésicule neurale primitive donne tous les constituants du complexe y compris l'organe vibratile. La glande neurale présente des propriétés phagocytaires qui disparaissent quand le blastozoïde devient fonctionnel.

BIBLIOGRAPHIE

- BERRILL, N.J. : *J. Morph.*, 87, 537-552, 1950.
 BONNIER, J. et PEREZ, CH. : *C.R. Acad. Sciences*, Paris, 26 mai, 1902, 3 p.
 BRIEN, P. : Embranchement des Tuniciers in *Traité de Zoologie* (P.P. Grassé), 11, 553-894, 1948.
 GODEAUX, J. : *Annales Soc. Roy. Zool. Belgique*, 84, 61-70, 1953.
 GODEAUX, J. : *Annales Soc. Roy. Zool. Belgique*, 84, 71-85, 1954.
 HUXLEY, TH. : *Trans. Linnean Soc. London*, 23, 193-250, 1860.
 JOLIET, L. : Etudes anatomiques et embryogéniques sur le *Pyrosoma giganteum*, 112 p., 1888. Paris (Hennuyer Ed.).
 KOWALEVSKY, A. : *Arch. f. mikrosk. Anatomie*, 11, 597-635, 1875.
 NEUMANN, G. : *Wissensch. Ergeb. d.d. Tiefsee-Expedition* (Waldivia), 12, 97-243, 15 pl. h.t., 1906.
 NEUMANN, G. : *Wissensch. Ergeb. d.d. Tiefsee-Expedition* (Waldivia), 12, 291-421, 1913.
 NEUMANN, G. : *Pyrosomida in Hdb. d. Zoologie* (Kükenthal et Krumbach), 5, 226-323, 1935.
 SALENSKY, W. : *Zool. Jahrbücher*, 4, 424-475, 1891 et 5, 1-98, 1892.
 SEELIGER, O. : *Jean. Ztschr. f. Naturwiss.*, 23, 595-658, 1889.
 ULJANIN, B. : Die Arten der Gattung *Doliolum* in Golfe von Neapel. in *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, 10, 140 p., 1884.

